Série 4. FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE BORDEAUX N° 21.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

CRÊTE AUDITIVE

CHEZ LES VERTÉBRÉS

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le 7 Août 1882

PAR

FERRÉ *(Jean-Hippolyte-Gabriel-Paul)*

Né a Bordeaux le 5 Juin 1858

Préparateur du laboratoire d'Histologie et d'Anatomie générale. — Lauréat de l'École de Médecine de Bordeaux. — Ancien interne des Hôpitaux, Lauréat (ter) des Hôpitaux. — Membre de la Société d'Anatomie et de Physiologie. — Membre de la Société d'Hygiène Publique.

Examinateurs de la Thèse :

MM. COYNE, *président.*
BOUCHARD.
TESTUT. } *Agrégés.*
ARNOZAN. }

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

BORDEAUX
IMPRIMERIE NOUVELLE A. BELLIER ET Cie.
16 — RUE CABIROL — 16

1882

Série 4. FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE BORDEAUX N° 21.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

CRÊTE AUDITIVE

CHEZ LES VERTÉBRÉS

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le 7 Août 1882

PAR

FERRÉ *(Jean-Hippolyte-Gabriel-Paul)*

Né a Bordeaux le 5 Juin 1858

Préparateur du laboratoire d'Histologie et d'Anatomie générale. — Lauréat de l'École de Médecine de Bordeaux. — Ancien interne des Hôpitaux, Lauréat (ter) des Hôpitaux. — Membre de la Société d'Anatomie et de Physiologie. — Membre de la Société d'Hygiène Publique.

Examinateurs de la Thèse : MM. COYNE, *président.* — BOUCHARD. — TESTUT. — ARNOZAN. — *Agrégés.*

Le Candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

BORDEAUX
IMPRIMERIE NOUVELLE A. BELLIER ET Cie.
16 — RUE CABIROL — 16

1882

FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE BORDEAUX

M. DENUCÉ ..... Doyen.

PROFESSEURS :

Anatomie	MM.	BOUCHARD.
Physiologie		ORÉ.
Physique		MERGET.
Chimie		MICÉ.
Histoire naturelle		GUILLAUD.
Pathologie générale		VERGELY.
Pathologie interne		DUPUY.
Pathologie externe		AZAM.
Anatomie pathologique		COYNE.
Histologie et anatomie générale		VIAULT.
Médecine opératoire		MASSE.
Pharmacie		FIGUIER.
Thérapeutique		De FLEURY.
Hygiène		LAYET.
Médecine légale		MORACHE.
Médecine expérimentale		JOLYET.
Matière médicale		PERRENS.
Clinique médicale		PITRES. PICOT.
Clinique chirurgicale		DENUCÉ. LANELONGUE.
Clinique obstétricale		MOUSSOUS.

AGREGÉS EN EXERCICE

MM. ARNOZAN	MM. BOURSIER	MM. POINSOT
RONDOT	LEFOUR	TESTUT
LANDE	DUDON	CARLES
SOLLES	DEMONS	PÉRIER
ARMAINGAUD	GERVAIS KOYSIEWICZ	BLAREZ

MAITRES DE CONFERENCES

Physique	MM. BERGONIÉ	Histoire naturelle	MM. PÉRIER.
Chimie	CARLES	Accouchements	LEFOUR.

CLINIQUES ANNEXES

Clinique médicale des enfants	MM. NÉGRIÉ.
Clinique chirurgicale des enfants	BITOT.
Ophthalmologie	BADAL.
Maladies vénériennes	VENOT.
Maladies mentales	N...

Le Secrétaire de la Faculté, MADOULÉ.

La Faculté a arrêté que les opinions émises dans les thèses qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs ; elle n'entend leur donner ni approbation ni improbation.

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

A LA MÉMOIRE VÉNÉRÉE DE MA MÈRE

A MON FRÈRE LE DOCTEUR E. FERRÉ

A MES ONCLES

A MON COUSIN LE DOCTEUR A FERRÉ

Ex-médecin de la Marine.

A MES PARENTS

A MES AMIS

A MON MAITRE ET PRÉSIDENT DE THÈSE

M. LE DOCTEUR P. COYNE

Professeur d'Anatomie Pathologique.

A MON EXCELLENT MAITRE

M. LE DOCTEUR VIAULT

Professeur d'Histologie et d'Anatomie générale.

A MES ANCIENS MAITRES :

M. LE DOCTEUR DENUCÉ

Doyen de la Faculté de Médecine.

M. LE DOCTEUR BITOT

Professeur d'Anatomie à l'ancienne École de Médecine.

Professeur honoraire.

M. LE DOCTEUR VERGELY

Professeur de Pathologie générale.

M. LE DOCTEUR DUDON

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine.

A M. LE DOCTEUR BOUCHARD

Professeur d'Anatomie.

A M. LE DOCTEUR LAYET

Professeur d'Hygiène.

A M. LE DOCTEUR ARNOZAN

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine.

A M. LE DOCTEUR VAILLARD

Directeur du laboratoire d'Histologie et d'Anatomie générale.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

CRÊTE AUDITIVE

CHEZ LES VERTÉBRÉS

INTRODUCTION

En faisant ses recherches sur le labyrinthe membraneux, M. le professeur Coyne constata une similitude de structure dans les terminaisons ampullaires du nerf auditif chez tous les vertébrés. Cette similitude n'existait pas seulement pour la terminaison elle-même, c'est-à-dire pour la crête auditive, mais encore pour une sorte d'organe qui recouvre cette crête et auquel on a donné le nom de *cupula terminalis*. Les recherches de Lang, Retzius, Hasse, etc., avaient démontré l'existence de cet organe, chez les vertébrés inférieurs, mais on ne l'avait pas vu, chez les mammifères. Aussi, dans son article du dictionnaire, dit-il, après avoir décrit cette *cupula* et après avoir parlé des recherches de M. Paul Meyer (de Strasbourg) sur ce sujet, chez les reptiles et les oiseaux : « Chez le chat et

chez le chien, animaux chez lesquels nous avons retrouvé cette formation, que personne avant nous n'avait signalée chez les mammifères, nous sommes arrivés au même résultat que cet anatomiste.» (Voir Coyne, *article Oreille*, *Dict. Encycl., des Sciences médicales,* p. 76). Nous avons travaillé longtemps sous son habile direction, en particulier, lorsque nous avons dessiné les diverses figures de son article, d'après ses préparations. Il nous suggéra l'idée de faire des recherches à ce sujet. Ces recherches, nous les avons faites chez les mammifères jeunes et nous sommes arrivés à des résultats confirmant en tous points ceux de notre maître.

Le but de nos recherches était donc de constater la similitude de position, de structure et de forme de la crête auditive chez les vertébrés inférieurs, tels que, batraciens, poissons, reptiles, oiseaux, et chez les vertébrés supérieurs, les mammifères. Il fallait nous procurer des pièces anatomiques : des rochers de chien et de chat, c'est chose facile à trouver; nous devons à l'obligeance de M. Duluc et de M. Baillet, vétérinaires, d'avoir eu à notre disposition des rochers de veaux et de moutons presque à terme.

Pour avoir la situation exacte de la *crista acustica* (crête auditive), chez ces différents vertébrés, nous avons été obligés de puiser dans un nombre assez considérable d'ouvrages sur le labyrinthe membraneux, et les quelques connaissances que nous avons de la langue anglaise et de la langue allemande, nous ont été fort utiles. Nous avons surtout puisé nos renseignements dans les travaux du docteur Kuhn, qui ont été publiés dans les *Archives d'anatomie microscopique* de La Valette Saint-Georges et Waldeyer; dans l'ouvrage de M. P. Meyer, sur le labyrinthe des reptiles et des oiseaux; et dans l'article *Oreille* de notre savant maître, M. Coyne.

Désirant nous rendre compte de la position et de la forme des crêtes auditives chez les mammifères, nous avons pratiqué des coupes à la scie, sur les rochers de veaux et de moutons, d'après un procédé que nous indiquerons plus loin.

Nous sommes arrivés aux résultats indiqués par M. Paul Meyer, résultats que nous avons connus seulement après que nos recherches eurent abouti. Celui-ci dit, en effet (p. 17) : « Cette structure différente des ampoules verticales et de l'horizontale, est un fait général qui se retrouve presque sans interruption depuis les degrés inférieurs de l'échelle animale jusqu'aux mammifères exclusivement. Chez ces derniers, chez l'homme, par conséquent, les trois ampoules présentent la même disposition et se comportent comme les verticales des animaux inférieurs. »

Nous avons, en effet, constaté chez le veau et chez le mouton, la présence de trois crêtes auditives cruciformes, tandis que chez les vertébrés inférieurs aux mammifères, dans l'ampoule horizontale, la crête auditive n'est pas cruciforme.

Nous avons aussi décrit la crête auditive avec ses deux genres de cellules, cylindriques et fusiformes, nous avons autant que possible résumé l'état de la science à ce sujet ; nous avons, de même, examiné la structure et le rôle physiologique probable de la *cupula terminalis*, espèce d'organe analogue aux otolithes, qui recouvre la crête acoustique, et nous avons montré quels étaient ses points de ressemblance avec la membrane de Corti. Nous avons essayé d'expliquer le rôle de ces trois formations que l'on rencontre au-dessus des terminaisons du nerf auditif.

Nous exposerons dans ce travail un aperçu des procédés que nous avons employés, la structure comparée de la crête auditive aussi succintement que possible, et enfin

nous parlerons de la cupule terminale, point sur lequel ont porté plus spécialement nos études.

De là, trois chapitres dans notre thèse :

1° Principaux procédés de préparation ;

2° Structure comparée de la crête auditive ;

3° De la cupule terminale.

Comme nous étudions dans ce travail plusieurs points relatifs à la crête auditive, nous l'intitulerons : « *Contribution à l'étude de la crête auditive.* »

Avant de terminer, qu'il me soit permis de remercier M. le professeur Coyne des renseignements de tous genres qu'il a bien voulu me communiquer. Je remercie aussi bien sincèrement tous mes maîtres, qui, dans le cours de mes études médicales, n'ont cessé de me porter le plus bienveillant intérêt.

CHAPITRE PREMIER

Des principaux procédés de préparation.

Occupons-nous tout d'abord des procédés employés pour l'étude macroscopique de la crête auditive.

§ I

Chez les petits vertébrés, tels que les petits reptiles, les oiseaux de petite taille et les mammifères naissants, chien et chat, cette étude macroscopique directe est à peu près impossible ; ces parties elles-mêmes sont, à peu près microscopiques, et on ne peut se rendre compte exactement de leur structure et de leur forme qu'en faisant des coupes soigneusement numérotées. On décalcifie les rochers, on les fait ensuite durcir à la gomme et à l'alcool, et on les coupe dans un microtome ou mieux à main levée. Les coupes doivent être assez épaisses. Cela aura deux avantages : 1° de n'avoir qu'un nombre de coupes assez restreint ; 2° de pouvoir juger des reliefs avec un grossissement assez faible (H. Vérick). Les coupes une fois faites, doivent être mises à dégorger dans de l'eau distillée pour qu'elles reviennent à peu près à leur volume normal. La décalcification devra être faite dans une solution faible d'acide chlorhydrique 1/1000, ou bien dans une solution saturée d'acide picrique. Par ce dernier réactif, elle ne se fait souvent que très lentement, de sorte qu'il faut renouveler

souvent la solution d'acide picrique, ou bien mettre une quantité considérable d'acide en contact avec le rocher. Il est bon de temps en temps de s'assurer des progrès de la décalcification en essayant de faire des coupes à main levée avec un bon rasoir.

Chez les gros vertébrés et en particulier chez les gros mammifères, chez le veau et chez l'agneau naissants ou adultes, la disposition de la crête auditive pourra être étudiée en faisant des coupes assez épaisses avec la scie. Au début de nos recherches, nous avions essayé, le rocher étant saisi dans un étau entre deux lames de liège, de le sculpter au ciseau et d'enlever les parties osseuses, comme cela se pratique sur le rocher de l'homme adulte, pour étudier par exemple le trajet du facial dans l'aqueduc de Fallope. Nous avons été obligés d'employer un autre procédé, car, soit par fragilité des os, soit différence de consistance des tissus (nous opérions sur des animaux naissants ou sur le point de naître), le rocher se brisait malgré toutes nos précautions. Nous avons essayé ensuite de faire nos coupes avec une petite scie à découper, mais, malgré la finesse de cette dernière, la muqueuse du vestibule et des ampoules était entraînée, et nous ne réussissions en rien. Il n'y avait qu'une seule chose à faire, c'était de maintenir la muqueuse vestibulaire appliquée contre la paroi osseuse. Aussi avons-nous décidé d'injecter sous pression dans le labyrinthe une solution de gélatine phéniquée. Cette solution a le quadruple avantage de maintenir les parois muqueuses, de conserver intacts les éléments anatomiques, d'être transparente et enfin de pouvoir être facilement enlevée après sa solidification, soit directement, soit par un léger filet d'eau.

Pour préparer notre injection à la gélatine, nous avons employé le procédé indiqué par M. Ranvier. Après avoir nettoyé notre gélatine, nous la laissons macérer dans l'eau

distillée jusqu'à ce qu'elle soit gonflée. Nous la portons ensuite dans un vase chauffé au bain-marie à 45 degrés. Lorsque le tout est liquéfié, nous ajoutons quelques gouttes d'acide phénique pur et nous mélangeons. Nous faisons ensuite notre injection avec la seringue de Ranvier, préalablement chauffée.

Pour faire pénétrer notre injection dans le labyrinthe, nous avons employé deux procédés. Le premier, que nous avons abandonné, consistait à percer avec un foret le fond du conduit auditif interne et à pousser par là l'injection. Mais nous n'obtenions rien. Le second, nous allons le décrire en exposant la marche générale de l'opération.

Après avoir décapité l'animal, veau ou agneau, on scie la tête transversalement en avant des deux conduits auditifs externes. Après avoir enlevé la face, nous faisons une section médiane antéro-postérieure sur le crâne et nous le divisons ainsi en deux parties égales. Nous enlevons l'encéphale en respectant le plus possible les nerfs qui entrent dans le conduit auditif interne. Cela fait, nous enlevons avec de fortes cisailles les parties environnant le labyrinthe osseux, en ayant bien soin de ne pas toucher à ce dernier.

Comme le fond du conduit auditif externe est très peu accessible chez le veau et chez l'agneau et commel'on a absolument besoin de voir ce qu'on fait, on pénètre avec un scalpel dans les cellules mastoïdiennes pour aller à la recherche de l'oreille moyenne. Cette pénétration est facile, car, chez les jeunes animaux, la paroi de l'apophyse mastoïde n'est pas complètement ossifiée. Il s'écoule en ce moment un liquide gélatineux que l'on retrouve dans le rocher de tous les vertébrés à l'état fœtal, sans exception. On enlève ensuite avec de forts ciseaux la paroi de l'apophyse mastoïde. On voit ainsi parfaitement la membrane

du tympan et la chaîne des osselets de l'ouïe, ce qui, soit dit en passant, est un bon procédé de préparation de ces organes. On enlève toute la paroi externe de l'oreille moyenne, et l'on aperçoit très bien sa paroi interne avec la fenêtre ovale et la fenêtre ronde. On peut pénétrer par l'une ou par l'autre. Si l'on pénètre par la fenêtre ovale, il faut enlever l'étrier avec soin. Il vaut mieux pénétrer par la fenêtre ronde qui est située bien moins profondément. Dans ce cas, on laisse, bien entendu, l'étrier en place. Cela fait, on pousse avec assez de force l'injection de gélatine. On attend quelques minutes que cette dernière commence à se solidifier et on retire la canule.

Le rocher ainsi traité est mis au frais. Une heure après, la gélatine est solidifiée et l'on peut faire des coupes. Ces dernières doivent être faites le plus rapidement possible, surtout par une température chaude, car les rochers de veau et d'agneau s'altèrent très rapidement.

On se sert pour faire ces coupes d'une petite scie à découper, la plus fine possible. On place le rocher dans un étau, entre deux lames de liège, de façon que la face postérieure du rocher regarde en haut. Les coupes, en effet, doivent être faites parallèlement à cette face. Les sections doivent être faites à trois ou quatre millimètres environ les unes des autres. C'est le moyen le plus sûr d'obtenir des crêtes auditives entières. Si l'on veut étudier ces crêtes de plus près, on peut diviser ces tranches par un trait de scie transversal. Les coupes sont ensuite placées dans de l'eau salée pour être étudiées.

Les coupes faites parallèlement à la face postérieure du rocher sont les plus favorables, vu la position des ampoules par rapport aux parois osseuses du vestibule.

C'est en effet sur la paroi interne de ce dernier que viennent s'ouvrir les orifices des canaux demi-circulaires

disposés en trois rangées. La première rangée supérieure contient deux orifices : l'un, antérieur, elliptique, un peu plus élevé que le postérieur de la même rangée, c'est l'orifice ampullaire du canal demi-circulaire supérieur ; l'autre, postérieur, correspond à l'orifice commun des canaux demi-circulaires supérieur et postérieur.

La rangée moyenne contient deux autres orifices appartenant au canal demi-circulaire externe. L'antérieur est plus large que le second et constitue l'orifice ampullaire du canal demi-circulaire externe. Il est situé plus en avant que le postérieur et immédiatement au-dessus de la fenêtre ovale.

Enfin, dans la troisième rangée, la plus inférieure, nous trouvons l'orifice ampullaire du canal demi-circulaire postérieur. Il est situé en arrière de la fenêtre ovale et de l'orifice d'entrée de la rampe vestibulaire du limaçon.

La plupart du temps, sur les coupes, on ne voit pas les trois crêtes, vu l'irrégularité de cette face externe. Les sections faites parallèlement à la face postérieure du rocher sont celles qui permettent le mieux de voir les ampoules et par conséquent la crête auditive.

Ce procédé n'est applicable qu'aux rochers de gros animaux ; il ne peut servir que pour l'étude macroscopique de la crête auditive. Même pour cette étude, on est obligé de grossir la crête avec de fortes loupes, ou bien avec le zéro de Hartnack dédoublé, si l'on veut voir sa disposition exacte.

Malgré toutes les précautions, on n'obtient pas toujours toutes les parties de la crête auditive, et en particulier la cupule terminale.

Je dois ajouter que ces pièces se conservent très difficilement, vu le décollement rapide de la muqueuse.

§ II

Lorsqu'on veut étudier la structure intime des crêtes auditives, et surtout celle de la cupule terminale, on doit user de coupes minces et transparentes, après fixation des éléments, décalcification et durcissement de la préparation ; on doit étudier de plus sur des pièces fraîches, après dissociation, les différents épithéliums.

Dans ce dernier cas, on tâche de se procurer des animaux vivants ; on les sacrifie par la section de la tête et on dégage les rochers que l'on coupe au moyen d'une scie très fine. On va à la recherche de l'oreille moyenne et l'on fait la coupe du labyrinthe. On atteint généralement une crête auditive sur laquelle on pourra agir. Par la dissociation, on obtient les différents épithéliums.

Pour obtenir de bonnes préparations de ces derniers, on peut laisser macérer la crête pendant vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers. On dissocie ensuite dans ce liquide de macération et on colore soit au picro-carminate d'ammoniaque, soit à l'hématoxyline. On peut encore les dissocier dans de l'humeur aqueuse, cela sur la crête auditive fraîche, ou bien, après macération, dans le serum iodé, ou bien dans une solution d'acide chromique de 1/1,000 jusqu'à 1/10,000. Si l'on veut étudier les nerfs de la crête ou même simplement l'épithélium, il vaut mieux, avant de dissocier, plonger les éléments dans une solution d'acide osmique de 0,1 à 1/15 p. 100. Ce sont des solutions faibles dont on peut faire varier le temps d'application suivant les résultats que l'on veut obtenir. Si l'on veut fixer seulement les cellules, la macération ne doit pas être prolongée, elle doit être même très courte ; si on veut obtenir

le noircissement des éléments nerveux, la macération doit être beaucoup plus prolongée. D'après Hensen, il faut exposer les parties au contact des vapeurs d'acide osmique solide et les placer ensuite dans de l'eau salée ou dans une solution d'acétate de potasse à 1/100 recommandée par Max Schultze.

Pour colorer les différents éléments on se sert du picrocarminate d'ammoniaque ou de l'hématoxyline. Si l'on veut obtenir une belle coloration des poils auditifs et de la cupule terminale, il est bon de se servir de la fuchsine ou du bleu d'aniline, qui semblent avoir pour les substances d'origine cuticulaire, une affinité spéciale. (P. Meyer.) Le chlorure d'or n'est pas très avantageux.

Si l'on veut faire des coupes sur le rocher, il faut avant tout fixer les éléments. Si l'on a affaire à des rochers d'animaux très petits, on plonge ces rochers isolés, le plus rapidement possible dans une solution de 0,5 à 1,20 p. 100 d'acide osmique, pendant vingt-quatre heures. (P. Meyer.) On les met ensuite à décalcifier, après les avoir lavés à l'eau distillée et les avoir traités par l'alcool absolu. On emploie pour la décalcification une solution d'acide chromique, de 0, 25 à 0, 50 p. 100, ou bien une solution saturée d'acide picrique, suivant la grosseur des fragments. On lave ces derniers de nouveau à l'eau distillée et on les conserve dans l'alcool. Ce procédé est meilleur que celui qui consiste à plonger les rochers dans une solution de bi-chromate d'ammoniaque ou dans du liquide de Müller. Il est applicable à tous les vertébrés qui ont des rochers osseux.

Pour les rochers des poissons cartilagineux, on fait un trou avec un scalpel très fin sur la paroi et on introduit la canule d'une seringue chargée d'une solution osmique à 1/100. Au bout de 10 minutes, les éléments sont fixés. Si l'on veut obtenir les terminaisons nerveuses, il faut laisser

une heure ou deux, l'acide osmique en contact avec elles. On peut faire ensuite les coupes à main levée après lavage à l'eau distillée et traitement par l'acool absolu.

Lorsqu'on veut faire les coupes sur les rochers de petits animaux, il faut employer des procédés assez compliqués, dont on trouve la marche générale indiquée dans le livre de M. P. Meyer. La voici : « Le fragment de labyrinthe, sorti de l'alcool, retrempé un instant dans de l'eau, était plongé dans un mélange à parties égales de gélatine et de glycérine et maintenu un certain temps dans cette masse chauffée au bain-marie. Cette dernière précaution est nécessaire pour chasser autant que possible les bulles d'air et remplacer sans trop grand désavantage la machine pneumatique proposée par Moseley.

Enfin, le fragment placé dans une cavité creusée dans un morceau de foie durci, recouvert du mélange de glycérine et de gélatine, était plongé dans l'alcool où le tout prenait, en quelques jours, une consistance très favorable à la coupe. Comme masse à inclusion, le mélange de glycérine et de gélatine nous a paru de beaucoup supérieur au savon transparent, à la paraffine, et surtout au mélange de cire et d'huile proposé par Stricker. »

Cela fait, on coupe et on fait dégorger les tranches dans de l'eau distillée et on les colore.

Voici comment nous avons procédé pour l'étude des rochers de chat, de chien et de veau. Cette technique nous a éte indiquée par M. Coyne, et légèrement modifiée par nous pour les gros mammifères.

Il faut avoir des rochers aussi peu volumineux que possible, pour qu'on puisse les couper en entier. On pourrait à la rigueur diviser les gros rochers en plusieurs fragments une fois qu'ils sont décalcifiés. On en est réduit à se servir des rochers de petits mammifères ou de gros mammifères jeunes.

Chez ces derniers, en effet, pendant la décalcification, on peut éliminer les différents os adhérents au labyrinthe proprement dit, car ils en sont séparés pendant la vie embryonnaire et pendant les premiers jours de la vie, de sorte que ces rochers, qui paraissaient d'abord très volumineux, se trouvent réduits à un volume tel qu'ils peuvent être placés facilement dans un grand microtome.

Quoi qu'il en soit, la première chose à faire est de fixer les éléments mous contenus dans les rochers. Pour cela, on pénètre d'abord dans l'oreille moyenne. Chez les petits mammifères, la chose n'est pas difficile. On coupe avec des ciseaux toutes les parties jusqu'à ce qu'on soit arrivé au niveau des fenêtres ronde et ovale.

Mais chez le veau comme l'oreille moyenne est très profondément située, on enlève l'apophyse mastoïde comme nous l'avons indiqué lorsque nous avons parlé de l'injection de gélatine. On injecte par la fenêtre ronde jusqu'à refus, une solution d'acide osmique à 1/100 qu'on laisse en contact avec l'oreille pendant une heure environ. On place le rocher dans la solution osmique pendant tout ce temps. On les place ensuite dans l'alcool ordinaire pendant vingt-quatre heures, puis dans l'alcool absolu, douze heures environ. On les met ensuite à décalcifier dans une solution saturée d'acide picrique. C'est là le temps le plus long de la préparation. Les rochers de chat et de chien peuvent être décalcifiés au bout d'un temps assez restreint : quinze jours à un mois; mais ceux de veau exigent un temps beaucoup plus long : de deux à trois mois. Pour juger du degré de décalcification il est bon d'essayer de couper le rocher, d'y faire des entailles aux points indifférents. La décalcification obtenue, on place les rochers dans l'alcool pour les conserver.

Quand on veut faire les coupes, on les met dans la

gomme et l'alcool, et on les introduit dans un microtome en les entourant de moelle de sureau. Il est bon pour couper, de se servir d'un rasoir volumineux, large et fortement trempé, car les tissus ont une consistance variable; il peut même arriver que dans certains points la décalcification ne soit pas complète et le rasoir peut alors dévier. Heureusement, les cavités contenues dans le labyrinthe disparaissent à peu près, car sous l'influence de l'alcool, les parties décalcifiées se ratatinent, se resserrent et viennent s'appliquer les unes contre les autres.

Les coupes faites et classées sont mises à dégorger pendant vingt-quatre heures dans de l'eau distillée, puis diversement colorées au picro-carminate d'ammoniaque ou à l'hématoxyline, et montées ensuite, soit dans la glycérine, soit dans le baume de Canada.

Nous venons de donner un aperçu des procédés employés pour étudier complètement la crête auditive. Ils sont applicables à l'étude du reste du labyrinthe. Nous allons passer à l'étude de la crête elle-même chez les vertébrés.

CHAPITRE II

Structure comparée de la crête auditive.

§ I.

Les crêtes auditives, chez les vertébrés, sont des saillies de forme variable contenant une des terminaisons nerveuses du nerf acoustique (rameau vestibulaire). Ces organes, au point de vue physiologique, sont absolument

analogues à des saillies plus volumineuses que l'on retrouve dans le labyrinthe (saccule et utricule) et qui portent le nom de *tâches auditives*. Les unes et les autres se retrouvent chez tous les vertébrés. Elles servent à la perception des bruits, car chez quelques animaux de cette classe, batraciens et poissons, on ne trouve pas un appareil plus parfait que l'on retrouve chez les autres vertébrés et qui, d'après certains auteurs, servirait à la perception des sons musicaux : je veux parler du limaçon.

Ces crêtes auditives sont situées dans les ampoules des canaux demi-circulaires, c'est-à-dire au point où ces derniers viennent déboucher dans le vestibule. Ces ampoules sont au nombre de trois, chaque canal demi-circulaire ayant un orifice ampullaire et un second dépourvu de renflement. Comme chez presque tous les vertébrés il y a trois canaux demi-circulaires, par conséquent trois ampoules, il y aura trois crêtes auditives. Elles sont situées à la partie postérieure de l'ampoule. Parmi les dilatations ampullaires, deux ont leur axe vertical, l'axe de la troisième est horizontal : il est important d'établir cette distinction, car chez les vertébrés inférieurs : batraciens, poissons, reptiles et oiseaux, il y a une différence de forme dans leurs crêtes auditives.

La crête auditive est donc une saillie de dimensions variables suivant les animaux : c'est ainsi que chez un agneau à terme, nous avons trouvé des crêtes auditives plus volumineuses que chez un fœtus de veau âgé de huit mois. (Voir *fig. 1* et *2*). Elles s'élèvent au-dessus de saillies voisines qui portent le nom de *plana semi-lunata*. (Voir *fig. 3*.)

La forme en est variable suivant les genres. Elle est, en général, allongée à concavité ou à convexité, tournée vers le centre de l'ampoule. Cette courbure suit celle de la

paroi osseuse à son niveau. Chez les poissons, reptiles, oiseaux et chez les mammifères, elle est convexe et limitée par deux petits sillons; chez les batraciens, la crête auditive paraît présenter une concavité vers le centre de l'ampoule, tel que cela ressort de la figure 398 du *Manuel de Stricker*.

Dans l'ampoule horizontale, cette saillie est placée transversalement par rapport à l'axe de l'ampoule, elle se prolonge jusque sur la paroi supérieure, en forme de langue et s'y perd insensiblement; elle présente deux versants qui vont se perdre insensiblement sur les parois de l'ampoule; dans les ampoules verticales, elles ont une forme allongée, et sont aussi placées transversalement par rapport à l'axe de l'ampoule, les extrémités vont se perdre insensiblement sur les parois latérales, et les deux versants de l'ampoule sont pour ainsi dire taillés à pic, sauf dans leur milieu où se détachent deux prolongements : ce qui donne à la crête auditive la forme d'une croix. Les extrémités de ces deux branches vont se perdre sur l'ampoule.

Cette différence de disposition entre la crête auditive de l'ampoule horizontale et celles des ampoules verticales, existe chez tous les vertébrés inférieurs, excepté les mammifères, qui ont les trois crêtes auditives cruciformes. On peut se rendre compte de cette disposition sur les figures 1 et 2 qui représentent, la première, une crête auditive de fœtus de veau, et la deuxième, une crête auditive d'agneau à terme. Chez les animaux mammifères adultes, la disposition est la même. (P. Meyer.)

§ II

Quelle est la structure histologique de cette saillie ? Au point de vue le plus général, elle est composée d'une

couche de tissu conjonctif qui détermine la saillie d'une membrane spéciale, appelée par les auteurs allemands *membrana propria*, d'une couche amorphe appelée *basement-membrane,* d'un épithélium terminal et d'un organe cuticulaire, appelé *cupula terminalis.* Ces différentes couches peuvent s'apercevoir sur notre figure 3 qui représente une coupe d'une ampoule de chat.

§ III

Le tissu conjonctif n'est autre que celui qui environne le canal demi-circulaire membraneux et qui le sépare du canal demi-circulaire osseux. C'est du tissu conjonctif réticulé qui reçoit les vaisseaux et les nerfs destinés aux canaux et aux ampoules. Son épaisseur est variable, sa forme générale détermine la forme des crêtes auditives. Dans sa plus grande hauteur, il atteint très souvent près du quart de la hauteur de l'ampoule. (Voir *fig. 3*.) Du reste, il n'y a rien de bien fixe à ce sujet. Ce tissu ne diffère en rien du tissu conjonctif réticulé ordinaire. Il est traversé par les vaisseaux et par les nerfs se rendant à la crête auditive. Il se continue avec les couches profondes du canal demi-circulaire osseux qui est encore cartilagineux dans notre figure, la coupe ayant été faite sur un rocher de chat très jeune.

§ IV

Au-dessus de cette couche de tissu conjonctif, de cette espèce de papille, se trouve une couche que quelques auteurs ont désignée sous le nom de *couche cartilagineuse de la crête auditive* et que les Allemands appellent *tunica* ou *membrana propria*. Elle est séparée de l'épithélium de la crête par un liséré amorphe (Voir *fig. 3*,

7) que l'on appelle *basement-membrane*. L'une et l'autre de ces deux couches sont traversées par les petits filets nerveux. La forme en est variable suivant la direction de la coupe. Ces deux membranes, et surtout la basement-membrane, sont plus apparentes sur les coupes longitudinales de la crête auditive que sur les coupes transversales, à cause de la présence des filets nerveux.

§ V

La couche la plus importante est sans contredit la couche épithéliale.

Elle peut être divisée en deux couches bien distinctes, ainsi qu'on peut le voir sur les figures 3, 5, 6, 7, 8, qui représentent les crêtes auditives des mammifères (3, 8), des reptiles (5), des batraciens (6), des poissons (7). La couche profonde est plus mince au niveau de la saillie la plus considérable de la crête, plus épaisse sur les parties latérales. Il en est de même de la couche superficielle. La couche profonde paraît plus claire que la couche superficielle ; cette dernière, en outre, est striée perpendiculairement à sa surface. Cet aspect est, du reste, tout naturel, car la couche profonde est formée de cellules nucléaires, tandis que la couche superficielle est formée d'éléments cellulaires cylindriques et allongés, pressés les uns contre les autres : ce qui explique l'aspect plus foncé et strié de cette couche.

Cette couche épithéliale repose sur la saillie formée par les éléments anatomiques inférieurs.

La couche profonde, d'aspect granuleux, est formée, comme on peut le voir sur les figures 3, 5, 6, 7, 8, par une quantité assez considérable de cellules arrondies de moyenne grandeur. C'est Max Schultze qui les a décou-

vertes, et il leur a donné le nom de cellules basales; Hasse les désigne sous le nom de cellules en forme de dents; M. Meyer les décrit sous la nom de cellules nucléaires. Elles sont en rapport avec la basement-membrane. Leur nombre est plus considérable sur les parties latérales des crêtes auditives qu'à leur centre, comme on peut s'en rendre compte sur la figure 3. A cause de leur voisinage, Ebner les a décrites sous le nom de *cellules de la basement-membrane*. Entre ces cellules, se forme le réseau nerveux fourni par les filets qui se rendent à l'épithélium de la couche supérieure. On y rencontre des renflements aux points d'intersection des filets nerveux et même sur ces derniers, d'après quelques auteurs. Ce réseau nerveux peut être vu sur des coupes pratiquées sur des pièces traitées par l'acide osmique. De ces réseaux partent des filets qui vont se terminer plus haut. Il est à remarquer que ces cellules ne contractent aucune anastomose avec les tissus placés soit au-dessus, soit au-dessous, c'est-à-dire ni avec la basement-membrane, ni avec l'épithélium nerveux proprement dit; elles n'en contractent pas non plus avec les nerfs qui leur sont juxtaposés. Ce sont des cellules de soutien, elles constituent un épithélium indifférent (M. Coyne). N'omettons pas de dire que ces cellules ont un corps cellulaire très mince et un noyau très volumineux.

La couche épithéliale formée par les cellules supérieures est d'une étude plus compliquée : ce qui explique les divergences nombreuses d'opinions sur sa constitution; malgré toutes les controverses, on s'accorde à admettre l'existence de deux sortes de cellules : les unes cylindriques, les autres fusiformes.

Les premières sont des cellules cylindriques arrondies ou plutôt coniques, à leur partie inférieure (*fig. 4. a. b*), aplaties à leur extrémité supérieure. C'est Leydig qui, le

premier, les a découvertes chez l'anguille; Reich les a découvertes chez le Pétromyzon; Max Schultze chez le brochet et chez la raie. Kölliker et Odénius les ont trouvées chez l'homme et chez les mammifères supérieurs. Incolores chez ces derniers, elles sont remplies d'un pigment jaunâtre chez les poissons et les oiseaux. Chez les cyprinoïdes, leur forme est un peu différente. Elles sont régulièrement cylindriques, courtes, épaisses, transparentes, d'égale grandeur, contenant un noyau très réfringent, disposées à côté les unes des autres, étroitement serrées par leur extrémité supérieure. Chez les autres espèces animales, le noyau très volumineux se trouve ordinairement placé au niveau de la jonction du tiers inférieur avec les deux tiers supérieurs de la cellule. (Voir *fig. 4. a.*)

Tous les auteurs précédents admettent que ces cellules cylindriques se terminent brusquement au niveau de leurs extrémités supérieure et inférieure. D'après les recherches faites par M. Pritchard, chez le chien et le chat ; par M. Khun, sur les poissons osseux; par M. Retzius, chez les Téléostéens; par M. Meyer, sur les reptiles et les oiseaux; par M. Coyne, sur les mammifères, nous pouvons contredire cette opinion, et nous représentons (*fig. 4. b.*) une cellule cylindrique que nous avons pu examiner sur la crête auditive d'un chat. On peut voir qu'il existe des prolongements aux deux extrémités : un prolongement filiforme à la partie inférieure, et à la partie supérieure une quantité considérable de petits cils vibratiles. Si l'on regarde une coupe un peu épaisse d'une crête auditive, on peut voir à sa surface saillir ces petites touffes de cils courts qui forment une sorte de calotte sphérique à la cellule. Pritchard a donné à ces cellules le nom de *cellules en brosse*. On peut donc admettre actuellement que les cellules cylindriques ne sont plus de simples cellules de soutien, destinées à

supporter les terminaisons nerveuses, mais qu'elles participent elles-mêmes à ces terminaisons. D'après les recherches nouvelles, on doit admettre à leur surface, la présence de cils vibratiles courts, et à leur extrémité inférieure la présence d'un prolongement filiforme. Nous insistons sur ce point, qui est d'une très haute importance au point de vue de la fonction de la cupule terminale. Ces cellules ressemblent donc aux cellules du *planum semi-lunatum;* seulement, ces dernières sont régulièrement cylindriques, au lieu d'être coniques à leur extrémité inférieure : mais cela ne doit pas nous étonner, car les cellules cylindriques, dans la crête auditive, entourent les cellules fusiformes dont nous allons parler, cellules qui sont spéciales à la crête. Nous devons ajouter que les divergences d'opinion au sujet de la constitution des cellules cylindriques ont dû tenir à la différence de technique. Nous voyons, en effet, que dans les dernières recherches on a employé l'acide osmique. Sur des pièces durcies à l'acide chronique, les cils vibratiles n'existent pas.

Le deuxième genre de cellules que nous trouvons dans l'épithélium nerveux de la crête acoustique, est formé par des cellules fusiformes. Schultze, qui les a découvertes, les compare aux cellules terminales des fosses nasales. Il leur donne le nom de *Fadenzellen*. Odénius les découvrit chez l'homme. Hasse n'admettait pas leur existence. Il admettait des cellules cylindriques isolantes *Zahnzellen* et des cellules en bâtonnet *Stabchenzellen*. Grimm s'est rattaché à l'opinion de Hasse. Rüdinger revient à l'opinion de Max Schultze, mais il nie l'existence des cellules basales, des cellules nucléaires. Ebner constate bien la présence des trois genres de cellules : cylindriques, fusiformes, nucléaires, mais il n'admet pas leur terminaison en pointe. M. Paul Mayer admet l'existence des cellules fusiformes, et leur existence,

d'après lui, est plus constante que dans la *macula acustica*. Pritchard, Kuhn, M. Coyne en ont constaté la présence. Le premier leur a même donné le nom de *cellules en épine*.

Ces cellules sont pâles à l'état frais, ce qui les différencie des cellules cylindriques qui ont une couleur jaunâtre. Elles sont filiformes ou plutôt fusiformes et constituées par un corps cellulaire extrêmement mince et par un gros noyau qui occupe presque la totalité de la cellule. L'acide osmique les colore en brun, et si l'on prolonge l'action de ce réactif, on voit paraître, au bout d'nn certain temps, un filament strié et noir qui paraît constituer la continuation du filament inférieur. Ce dernier est en rapport avec des filets nerveux, soit directs, soit dégagés du plexus nernerveux, situé entre les cellules nucléaires. Existe-t-il réellement une anastomose entre le plexus et ces prolongements inférieurs, ou bien n'y a-t-il que continuité?

D'après M. Coyne, sur des coupes très minces, même avec les plus forts grossissements, il est impossible de de voir très exactement la continuité. Pour Rüdinger (Voir *le Schéma de Stricker*, page 1,003), cette strie ou ce filament que l'on voit apparaître dans la cellule sous l'influence de l'acide osmique, serait en rapport avec les filets venus du plexus nerveux internucléaire qui entreraient dans le noyau de la cellule et se prolongeraient dans le filament supérieur, de sorte que, pour lui, ces cellules fusiformes ne sont autre chose que des cellules nerveuses. Odénius admet que le prolongement inférieur de ces cellules est eu rapport avec le plexus; pour Hasse et Waldeyer, le même phénomène se produit et le filet nerveux va jusque dans le prolongement supérieur et se termine par une extrémité libre. Hensen prétend qu'on ne peut affirmer qu'une seule chose, c'est que le filet nerveux arrive jusqu'au niveau du noyau cellulaire. M. Meyer admet que certaines fibres ner-

veuses se rendent aux cellules filiformes, et que d'autres se rendent jusqu'au-dessus de l'épithélium, se terminant par une extrémité libre. M. Kuhn n'admet pas que le filament qui traverse la cellule, dépasse l'extrémité de cette cellule. Pour M. Pritchard et M. Coyne, le filament supérieur dépasse l'épithélium et se perd dans la cupule terminale, ce qu'il est facile de montrer sur des préparations. (Voir *fig. 8* et *9*).

Le prolongement supérieur de ces cellules monte entre les cellules cylindriques déjà décrites et se termine différemment suivant les auteurs. La majeure partie admet qu'ils passent au-dessus de l'épithélium et constituent des poils volumineux rigides. Il est facile, en effet, sur des pièces traitées par l'acide osmique, de se rendre compte de cette disposition. Ces poils auditifs ont été trouvés chez tous les vertébrés. Ils sont clairs, plus sombres pourtant que les prolongements inférieurs des cellules filiformes. Ils sont de forme conique, plus épais à la base qu'à la pointe. Chez les poissons, ces petites tiges sont plus volumineuses que chez les mammifères. Max Schultze leur donne une longueur de 40 millièmes de millimètres chez la raie; ils sont bien moins longs chez les mammifères (Coyne). Leur direction est variable : tantôt elle est franchement dans le prolongement du rayon de la crête correspondant à la cellule fusiforme d'où part le cil considéré, tantôt, comme le figure M. Meyer, chez les reptiles (Voir *fig. 5*), ils sont couchés presque parallèles à la surface de la crête. Très souvent, ils paraissent tortueux et de forme héliçoïdale. Ces prolongements sont, parfois, relativement peu nombreux. En effet, le nombre des cellules filiformes paraît restreint par rapport au nombre des cellules cylindriques qui les environnent.

Les poils auditifs ne se rendent pas directement dans la

cavité de l'ampoule. Ils sont en rapport avec deux organes de nature cuticulaire : le premier est traversé par les poils ; le second est le point où ils se terminent. Le premier, que l'on peut voir sur les figures 5, 6, 7, 9, est désigné sous le nom de *membrana tectoria*. Il existe chez tous les vertébrés ; il est clair, brillant et très réfringent. Le deuxième, porte le nom de cupule terminale (*cupula terminalis*). Nous lui consacrerons une étude spéciale.

En résumé, nous trouvons à la surface épithéliale de la crête auditive, deux sortes de prolongements ciliaires : 1° des cils de courtes dimensions, fins, souvent collés par du mucus, tombant très facilement, ce qui rend leur étude très difficile et faisant saillie à la surface des cellules cylindriques ; 2° des cils plus volumineux, coniques, prolongements des cellules filiformes. Les premiers peuvent être appelés cils auditifs proprement dits ; on pourrait réserver le nom de poils auditifs pour les seconds. La présence de ces deux espèces de cils est fort importante, comme nous le verrons plus loin, lorsque nous traiterons du rôle physiologiques de la cupule.

§ V

Nous passerons rapidement sur la question des nerfs de la crête auditive, question sur laquelle nous avons déjà donné quelques détails dans le paragraphe précédent.

Les troncs nerveux se rendent aux ampoules en se dégageant des filets qui vont au saccule et à l'utricule. Ils traversent le tissu conjonctif qui les relie à la paroi osseuse et à la *membrana propria*. Chacun de ces rameaux se divise en deux faisceaux se rendant aux deux versants des crêtes auditives. (Voir *fig. 3)*. Ils traversent la base-

ment-membrane dans de petits trous creusés dans cet organe. Sur des coupes faites parallèlement à la base de la crête auditive, on peut apercevoir ces petits pertuis. De là, les filets nerveux se rendent dans l'épithélium. La myéline y existe jusqu'à ce que les filets nerveux arrivent à la basement-membrane. Telle est l'opinion de Schultze, d'Odénius et, surtout de Rüdinger, qui a représenté ses idées d'une façon excessivement nette dans le *Manuel de Stricker (fig. 400)*. D'après ces mêmes auteurs, le cylindre-axe seul, se dégagerait au-dessus de la basement-membrane et irait former les parties nerveuses terminales. Telle est, aussi, l'opinion de M. P. Meyer. Il admet, cependant, la présence de fibres pâles, privées par conséquent de myéline, dans l'intérieur de la *membrane propria*. Hasse et Von Grimm ont prétendu que la membrane de Schwann continuait autour du nerf, au-dessus de la basement-membrane, et même qu'elle allait se confondre avec la membrane propre de la cellule dans laquelle va se jeter le nerf. A l'appui de leur manière de voir, ils disent que le filet nerveux, de sombre et épais qu'il était dans la membrane propre, ne devient pas subitement, mais graduellement pâle et mince. (Voir P. Meyer, *Étude sur le labyrinthe membraneux*, p. 52). Cela n'est pas une preuve absolument certaine. M. Meyer a toujours constaté que la fibre à myéline perdait graduellement ses enveloppes; mais sur les fibres pâles, il n'a jamais constaté de membrane enveloppante. Hasse a trouvé que ces dernières fibrilles, chez les poissons, se comportaient, en présence de l'acide osmique comme les cylindre-axes. Cette étude, du reste, est excessivement difficile, vu la ténuité de ces éléments anatomiques.

Ces filets, après qu'ils ont dépassé la basement-membrane, se divisent les uns dichotomiquement, les autres,

en un certain nombre de fibrilles, en formant des espèces de gerbes. Les unes se rendent directement aux cellules auditives, les autres forment un trajet plus ou moins oblique avant de s'y rendre; la plupart forment un plexus abondant, d'où partent les filets se rendant à l'épithélium. Ce plexus est très riche chez les reptiles, mais il existe chez tous les vertébrés; les mailles en sont longitudinales. On a discuté longtemps pour savoir si c'était réellement un plexus. Hasse a prétendu que la disposition plexiforme n'était qu'apparente, et qu'elle se produisait simplement par la superposition des images des filets nerveux se rendant dans différentes directions: pour lui, il n'y a pas d'anastomoses. Retzius soutient la même opinion. Ces anastomoses existent cependant; elles se font dans l'intervalle des cellules nucléaires. On distingue, en effet, dans ce plexus, des nodosités que Rüdinger figure sous forme de renflements triangulaires, aux points anastomotiques des filets nerveux.

Ces renflements existent aussi sur le trajet des filets eux-mêmes et peuvent être considérés comme des renflements de cylindre-axes, comme cela se voit sur bon nombre de terminaisons nerveuses. Ce réseau, comme on peut le voir sur les animaux vertébrés inférieurs, reptiles et oiseaux (P. Meyer) et sur les mammifères, ne reste pas au niveau des cellules nucléaires, mais se prolonge entre les cellules cylindriques en décrivant des anses qui sont renforcées par des filets venant des réseaux inférieurs, de telle sorte que chaque cellule cylindrique paraît plongée dans un treillis nerveux très serré.

De ce plexus, ou bien directement du nerf ampullaire, dérivent les filets terminaux. Ces derniers vont rejoindre les prolongements inférieurs des cellules filiformes et se mettent ainsi en rapport avec les poils auditifs. Mais,

d'après Kuhn, ce ne seraient pas seulement les cellules filiformes qui seraient en rapport avec les filets nerveux terminaux, mais encore les cellules cylindriques recouvertes de cils auditifs, les cellules en brosse de Pritchard. le seraient aussi. Il aurait constaté en effet les anostomoses entre les filets terminaux et les prolongements inférieurs, tant des cellules cylindriques que des cellules fusiformes, de sorte que les terminaisons nerveuses du nerf ampullaire seraient doubles. Nous n'avons pas pu constater ce fait sur des préparations de rochers de mammifères supérieurs, mais il paraît excessivement probable.

On peut donc admettre en définitive que les filets nerveux traversent la membrane propre, la basement-membrane et que parmi ces fibres les unes vont directement à l'épithélium, les autres forment un plexus. Tous ces filets se terminent ensuite dans les cellules cylindriques et dans les cellules filiformes.

§ VII

Les vaisseaux se comportent un peu différemment suivant les espèces. Ils accompagnent le nerf auditif et viennent former autour et au-dessous des taches un réseau assez riche. Ils pénètrent ensuite dans le tissu conjonctif, et de là dans la saillie, mais ils ne dépassent pas la basement-membrane; chez les mammifères, ils ne traverseraient même pas la membrane propre; mais cela n'est pas constant, car dans notre figure 1, on voit les vaisseaux entrer dans la membrane propre.

Les veines suivent le même trajet que les artères.

Nous continuerons notre étude de la crête auditive, en nous occupant spécialement de la cupule terminale.

CHAPITRE III

La cupule terminale (*cupula terminalis*) est une formation très-intéressante à étudier que l'on retrouve au-dessus de la crête auditive.

§ I

Lang, le premier, la découvrit en 1863, et lui donna ce nom. Il la trouva chez les Cyprinoïdes et publia le résultat de ses recherches dans le *Zeitschrift fur wissensch. Zoologie*. Il ne découvrit pourtant pas ses véritables rapports avec la crête auditive, et il pensa que les poils auditifs n'étaient autre chose que les restes de la cupule terminale qui avaient été réduits à cet aspect par les divers réactifs employés, contrairement à l'opinion de Reich et de Max Schultze, qui avaient établi l'existence de ces poils auditifs. Lang pensait du reste que cet organe était l'organe auditif terminal. Hasse, plus particulièrement, lui a consacré une étude spéciale ; il l'a étudiée chez les reptiles, la tortue en particulier. Rüdinger dans *Histologie des Gehororgans* et dans le *Manuel de Stricker*, a étudié de même cette formation. Il parle de l'opinion de Lang, et dit qu'il est très difficile, en effet, chez les Cyprinoïdes, de découvrir les poils auditifs, parce qu'ils sont agglutinés ensemble. M. Paul Meyer l'a étudiée chez les reptiles et les oiseaux, et nous reproduisons (*fig.* 5) la forme qu'il en donne chez le serpent. M. le docteur Kuhn, dans ses études

très complètes sur l'oreille interne, l'a étudiée chez les poissons : l'*Esoxlucius,* la *perca fluviatilis*, le *chondrostoma nasus;* chez l'anguille, le *cyprinus carpio*, la sole vulgaire et le *gadus morrhua;* il donne des figures de la cupule terminale, chez la *perca fluviatilis.* (Voyez *Arch. für mikroskopiche.* Anat. XIV, Bd. 3. Heft. *Pl. XVIII, fig. 14* et *Pl. XIX fig. 26*) ; il en donne une figure absolument semblable au point de vue de la disposition générale chez l'*esoxlucius.* (Voir *l. c., Pl. XIX, fig. 14*).

Chez les reptiles, M. Kuhn décrit aussi la cupule terminale et il en donne deux figures chez les sauriens (lacerta). (Voyez *Arch. für. mikr.* Anat. XX. Bd. 3. Heft. *Pl. XX, fig. 6* et *37*). Il en donne une figure chez la tortue, dans le même ouvrage (Voyez *Pl. XX, fig. 38*), et enfin une dernière représentant les éléments de la cupule grossis, chez le lézard. (*Pl. XXII, fig. 59*). Nous avons reproduit (*fig. 5*) la figure 2 de M. Paul Meyer, représentant la crête auditive et la cupule terminale d'un serpent (*tropidonotus natrix*).

Cette cupule terminale a été encore étudiée par M. Kuhn, chez les amphibiens, et en particulier chez les grenouilles dans *Arch. für mik.* Anat. Bd. 4. Heft. Il donne les figures 32, 33, 34, qui représentent cette cupule terminale chez la grenouille; la figure 35 la représente chez le *siredon pisciformis.* Parmi nos dessins, nous reproduisons comme figures 6 et 7, deux figures empruntées aux ouvrages de M. Kuhn, qui représentent, la première, la cupule terminale des batraciens, la seconde, celle des poissons.

Nous voyons donc que, sauf chez les deux extrêmes de la série des vertébrés, les branchiostomes et les mammifères, la cupule terminale a été retrouvée et examinée avec le plus grand soin. Chez les branchiostomes, la chose n'est pas étonnante, car nous savons que chez eux il est impossible de trouver trace de l'appareil auditif.

Chez les mammifères, la cupule terminale n'avait pas été trouvée. M. le professeur Coyne l'a trouvée chez les jeunes chiens et chez les jeunes chats. Nous l'avons retrouvée nous-mêmes chez ces mêmes animaux, et nous donnons les figures 3 et 8, représentant la crête auditive et la cupule terminale en coupe longitudinale (*fig 3*) et en coupe transversale (*fig. 8*).

Nous donnons en outre (*fig. 9*), une figure représentant un fragment de la cupule terminale de la figure 8, vu avec un grossissement plus fort (Verick, Oc. 1, Obj, 6.) On peut voir sur cette même figure les rapports des poils auditifs avec la cupule.

Nous trouvons chez ces animaux une structure absolument analogue à celle que cet organe possède chez les autres vertébrés, seulement les éléments y paraissent plus serrés. Je dois ajouter que la figure 8 a été dessinée d'après une préparation de M. Coyne ; la figure 3, représentant la crête auditive et tous ses éléments, a été dessinée d'après une des miennes.

Aurons-nous été les premiers à signaler et à décrire la cupule terminale chez les mammifères jeunes ? Nous pourrions en douter en lisant le passage suivant d'une analyse du travail de Hasse intitulé : « Die Vergleichende Mor- » phologie und histologie des häutigen Gehörorgans der » Wirbelthierer nebst Bemerkungen zur vergleichenden » Physiologie », travail analysé pas M. le docteur Hensen : « Au-dessus de l'épithélium nerveux de la crête auditive, dit Hasse, s'étend la membrane protectrice, (*membrana tectoria, cupula terminalis*) qui ne dépasse pas les limites de cet épithélium et qui atteint toujours jusqu'au tiers supérieur de la hauteur de l'ampoule. Elle existe toujours chez l'embryon des mammifères et de l'homme, et c'est une cuticule formée par l'épithélium nerveux embryonnaire de

la crête, etc. » Ces lignes, M. Coyne et moi nous ne les avons connues qu'au moment où nos recherches histologiques étant terminées, nous faisions nos recherches bibliographiques : nos recherches ne font alors que confirmer celles de Hasse. Seulement, ce dernier ne parle que d'embryon. Nous pouvons dire que nous avons trouvé la cupule le terminale chez des mammifères ayant déjà vécu quelques jours. J'espère continuer mes recherches à ce sujet, je tâcherai de voir si la cupule terminale n'existe pas chez les mammifères adultes, comme elle existe chez les autres vertébrés du même âge. Il est probable qu'il doit en être ainsi, car la cupule ne paraît pas être un organe de transition, un organe de la vie embryonnaire, mais un organe spécial à la crête auditive, comme les otolithes sont spéciaux aux taches auditives, comme la membrane de Corti est spéciale à la terminaison du nerf acoustique dans le limaçon.

§ II

Examinons quelles sont les propriétés physiques de cet organe ; nous étudierons ensuite sa position, sa forme, ses rapports, sa structure et ses usages.

§ III. — *Propriétés physiques.*

Chez les batraciens et les amphibies, elle est de consistance demi-dure, transparente comme du verre, brillante ou plutôt réfringente. Si on l'examine à un faible grossissement après l'avoir traitée par l'acide osmique, on la voit constituée de stries alternativement claires et obscures. Elle est très difficile, du reste, à voir *in situ*, à l'état frais, car elle tombe très facilement, et, à cause de sa transpa-

rence, elle passe souvent inaperçue. Elle s'élève jusqu'au milieu de l'ampoule. (Voir les *figures 32*,33, 35 de Kuhn, *Pl. XLII. Arch. für* Mic. Anat. XVII, Bd., 4, Heft.) (Voir notre *fig. 6*).

Chez les autres vertébrés, poissons, reptiles et oiseaux, si nous consultons les ouvrages de M. Meyer et de M. Kuhn, nous trouvons des propriétés physiques analogues à celles que nous avons vues exister chez les batraciens : même consistance, même transparence, même striation par l'acide osmique, même difficulté d'observation, *in situ*. M. P. Meyer dit de cet organe chez les oiseaux : « Pour ce qui est de la consistance, la *cupula* paraît relativement assez solide, assez ferme; on pourrait croire du mucus épais, résistant, presque gélatineux ou vitreux. Excessivement claire, presque transparente à l'état frais, cette cupule, par l'acide osmique, prend un éclat particulier, une coloration d'or bruni, avec des reflets chatoyants, d'un aspect très agréable.» Chez les mammifères, où nous l'avons observée, nous retrouvons les mêmes propriétés physiques. Chez les mammifères, ainsi qu'on peut le voir, sur notre figure 3, la cupule terminale atteint jusqu'aux deux tiers de la cavité de l'ampoule et, encore, n'est-elle pas complète dans sa hauteur.

§ IV. — *Forme.*

Quelle est la forme de cet organe? La cupule terminale se moulant sur la crête auditive, sa forme doit varier suivant celle de cette dernière.

Chez les vertébrés inférieurs, amphibies, poissons, reptiles, oiseaux, la forme de la cupule variera suivant qu'elle sera située dans les ampoules verticales ou dans l'ampoule

horizontale. Nous savons, en effet, que, dans les premières, la crête auditive est cruciforme, tandis qu'elle ne l'est pas dans l'ampoule horizontale.

Chez les mammifères, où les trois crêtes auditives sont cruciformes, la forme de la cupule terminale sera unique. Comme la cupule terminale est très difficile à voir, *in situ*, c'est par la forme de ses sections qu'on pourra surtout se faire une idée juste de sa forme.

Pour être plus précis dans cette étude, nous lui considérerons une face inférieure, concave, une face supérieure convexe, un bord supérieur et un bord inférieur ou latéral.

La face inférieure se moulant exactement sur la crête auditive, ne présentera qu'une seule concavité, lorsqu'elle sera placée sur une crête auditive appartenant à une ampoule horizontale, et cela ne pourra arriver que chez les vertébrés non mammifères; chez les mammifères, et dans les ampoules verticales des autres, nous trouverons deux concavités placées perpendiculairement l'une à l'autre, de façon à donner à cette face inférieure, l'aspect d'une voûte à 4 arêtes.

La face inférieure de la cupule terminale, présentera donc ces concavités; mais elle n'est pas lisse, comme on peut le voir sur notre figure 3. On y trouve, en effet, une quantité considérable de petites cavités correspondant aux saillies que forment sur la crête auditive, les cils qui recouvrent les cellules cylindriques, les cellules en brosse de Pritchard. On y trouve, aussi, de petites saillies correspondant aux points d'entrée des cils auditifs dans la cupule.

La face supérieure est convexe et arrondie. Elle l'est à peu près régulièrement dans la cupule terminale de l'ampoule horizontale des vertébrés autres que les mammifères. Elle ne l'est pourtant pas complètement, car, près de son

sommet, elle subit un étranglement. Chez les mammifères et dans les ampoules verticales des autres vertébrés, elle présente des concavités et des saillies correspondant aux convexités et aux concavités de la face inférieure. Les concavités de la face supérieure sont peu marquées. Il suffit de comparer les coupes faites dans des sens différents.

Son bord inférieur est mince et tranchant; il s'arrête sur les bords de la crête auditive et atteint le voisinage du *planum semi-lunatum*.

Le bord supérieur est elliptique et à une seule branche pour les crêtes auditives non-cruciformes; il est à deux branches et par conséquent cruciforme pour les crétes en forme de croix. Il n'est pas à arête vive, c'est-à-dire tranchant, comme on peut s'en rendre compte sur n'importe quelle section de la crête auditive. On peut voir les différentes formes des bords supérieurs sur les cupules terminales appartenant aux crêtes auditives, soit verticales, soit horizontale, en consultant les figures 36 et 37 de la planche XX de Kuhn, dans son ouvrage sur le *Labyrinthe des reptiles*. (*Arch. für mick.* Anat. XX. Band. 3). La figure 36 représente une coupe verticale de la cupule, faite dans une ampoule verticale de lézard. Elle est mince à bord légèrement concave; elle se rapproche par sa forme de la cupule des mammifères. (Voir *fig. 8.*)

La figure 37 représente une coupe de la cupule terminale d'une ampoule horizontale de lézard. Au lieu d'être aplatie sur les parties latérales, elle a la forme d'un évantail. On ne doit pas oublier que dans ce dernier cas, le bord supérieur de la cupule est elliptique.

§ V. — *Rapports.*

Les rapports de cette cupule sont surtout importants

pour la face inférieure. La face supérieure fait saillie dans l'ampoule et se trouve en rapport avec l'endolympe.

La face inférieure est en rapport avec la crête auditive qu'elle recouvre dans toute son étendue. Ses rapports ne sont pas directs avec les différents genres de cellules qui limitent la crête, mais elle en est séparée par une lame spéciale que l'on retrouve chez tous les vertébrés, lame de nature cuticulaire à laquelle on a donné le nom de *membrana tectoria*. Cette dernière suit tous les reliefs de la crête. Elle est complètement amorphe. Les poils auditifs la traversent. Comme nous l'avons déjà dit, cette membrane se retrouve chez tous les vertébrés comme on peut s'enassurer sur toutes les figures que nous donnons.

Nous pouvons remarquer, en passant, que la crête auditive est recouverte de deux appareils cuticulaires d'aspect et de structure différents, car, comme nous allons le voir, la cupule a une structure beaucoup plus compliquée que celle de la membrana tectoria. Il existe, d'après Retzius, chez les poissons, une troisième membrane cuticulaire, qui recouvre la cupule terminale. M. Kuhn dit avoir retrouvé cette membrane et il la représente. (Voyez *fig.* 26, *Pl.* XIX, *Arch. für mick.* Anat. XIV, Bd. 3). Cette figure représente la section de la cupule terminale de la perche. Rüdinger a cru aussi remarquer cette sorte de membrane, et il crut même qu'elle était formée de cellules très délicates.

Cette face inférieure de la cupule terminale chez tous les vertébrés sans exception, est en rapport avec les poils auditifs qui y pénètrent de différentes manières. Nous avons rapporté pour le démontrer, différents exemples de cupule terminale chez les différents vertébrés. Celles qui la représentent chez les amphibies et les poissons (*fig. 6* et *fig. 7*), ont été empruntées au docteur Kuhn;

celle qui représente la cupule terminale chez les reptiles et les oiseaux (*fig. 5*), a été empruntée à l'ouvrage de M. Paul Meyer; celles qui la représentent chez les vertébrés ont été déssinées d'après nature par nous-mêmes. Ces figures montrent les poils auditifs pénétrant dans la cupule terminale et s'y élevant à différentes hauteurs. Nous reviendrons sur ce point lorsque nous traiterons de la structure de cet organe.

§ VI. — *Structure de la cupule terminale.*

Si l'on examine la cupule à un faible grossissement, après l'avoir traitée par l'acide osmique faible, on voit qu'elle est striée et formée de bandes alternativement claires et obscures. Si on vient à la colorer avec l'hématoxyline, les stries obscures deviennent légèrement violettes, les claires restent incolores. Cet aspect est le même chez tous les vertébrés, ce qui prouve que la structure est la même. Ces stries ont été interprétées diversement.

Lang dit que la cupule est formée par des fibres réfringentes, onduleuses, formant un réseau serré. Retzius admet aussi la structure fibrillaire de la cupule, qu'il considère comme formée de fibrilles entre-croisées. Hasse n'admet pas la striation primitive de la cupule et l'attribue à l'action des réactifs. Ayant cru remarquer que la striation était parallèle à la surface de la crête auditive, il admit ensuite que cette striation était l'indice de la formation de la cupule par le dépôt successif de couches de substance cuticulaire, parallèles à la surface de la crête acoustique. Si la striation parallèle à cette direction était la seule qu'on pût constater, cette hypothèse serait vérifiée, mais on constate une striation dans d'autres sens. La nature fibrillaire

de la capsule est admise aujourd'hui par tous les anatomistes qui se sont occupés de cette question (Lang, Retzius, Rüdinger, P. Meyer, Kuhn, Coyne).

Ces fibres, dans la partie centrale de la cupule, se présentent dans une direction normale à la surface de la crête auditive; celles qui proviennent des bords, se dirigent vers le sommet en s'inclinant et même s'entre-croisent avec celles du côté opposé. (Voir *fig. 8*). C'est la disposition qu'on retrouve sur toutes les coupes transversales. Ces fibres ne sont pas absolument droites; on en trouve de fortement onduleuses, et d'autres sont tellement brisées, qu'elles paraissent formées d'une série de lignes droites. On conçoit du reste que l'aspect de ces fibres, du moins pour la direction, doive varier d'une manière constante suivant le sens dans lequel a porté la section; mais dans la plupart des préparations, la striation paraît perpendiculaire ou oblique à la surface de la crête et presque jamais parallèle. Certains auteurs admettent pourtant l'existence de fibres longitudinales subissant un mouvement de torsion sur elles-mêmes.

La cupule terminale paraît plus dense dans sa partie élevée que dans sa base. Cette dernière est, du reste, plus large que la partie supérieure, et comme il arrive dans cette partie supérieure plus étroite le même nombre de fibres, il doit y avoir condensation. L'espace qui existe entre les fibres est d'autant plus large qu'on se rapproche de la crête auditive.

Quelle est la nature de cette substance fibrillaire? La question n'est pas encore nettement tranchée. On admet, en général, que c'est une matière grenue, parcourue par des fibres et des stries (Coyne). C'est une opinion qui rend compte parfaitement de l'aspect de la cupule. Les fibres mêmes paraissent granuleuses. On admet encore que c'est

une simple matière muqueuse analogue aux formations cuticulaires (P. Meyer). Ce dernier auteur ajoute, du reste, qu'il a pu maintes fois constater, en se servant de forts grossissements, que la cupule se présentait comme formée vers la base de filaments très fins, très régulièrement accolés les uns aux autres, tandis que, plus bas, ces filaments, s'entre-croisant dans tous les sens, formaient un réseau à mailles nombreuses, irrégulières, qui rappelaient complètement l'aspect d'une matière condensée et solidifiée.

Peut-être doit-on admettre l'existence de deux substances, l'une se présentant sous forme de stries claires, l'autre sous forme de stries obscures. Ces deux substances ont des propriétés physiques différentes dont la principale est l'inégalité de réfraction. Elles se comportent aussi différemment avec l'acide osmique, l'une restant claire, l'autre devenant sombre. Elles se comportent différemment avec les colorants. Leur aspect est différent : la substance claire est grenue très finement; l'autre est formée de grosses granulations. On pourrait donc admettre que les fibres formées par les grosses granulations sont plongées en sens variable, dans la substance grenue fondamentale. Le rôle physiologique de la cupule pourrait aussi faire admettre cette opinion, comme nous le verrons plus loin.

Mais ce ne sont pas les seuls éléments qui entrent dans la structure de la capsule terminale. Elle reçoit, en effet, comme nous l'avons dit plus haut, les poils auditifs. Cela existe chez tous les vertébrés.

Les poils auditifs qui naissent sur les parties de la crête auditive les plus rapprochées du plancher ampullaire sont très longs et s'inclinent presque parallèlement à la surface de l'ampoule (*fig. 5* et *fig. 8*); ceux qui naissent plus haut vont tantôt directement, tantôt obliquement dans la cupule.

Chez certains reptiles, (Tropidonotus natrix) *(fig. 5)*, les poils auditifs paraissent s'introduire très obliquement dans la cupule et n'avoir, pour ainsi dire, que des rapports de contiguïté avec elle; chez d'autres, chez les sauriens (*lacerta*) les poils auditifs entrent directement. (Voir Kuhn, *Arch. für Mik.* Anat. XX. Bd, 3. Pl. XXII, *fig. 59*). Chez les mammifères, ils se dirigent la plupart du temps directement dans la cupule, sauf dans les parties les plus déclives de la crête. Arrivés là, que deviennent ces poils auditifs? On les voit, dans la plupart des cas, s'effiler, devenir plus ou moins tortueux et se perdre dans la cupule. Ils se confondent avec sa substance car, à un certain niveau de leur partie effilée, on voit le cil changer de structure. Sur des préparations à l'acide osmique et traitées par l'hématoxyline, on le voit, de noir qu'il était, devenir brillant et prendre la coloration de la substance cupulaire. Il nous a semblé même, sur quelques préparations, le voir s'étaler à ce niveau et se confondre, sous forme de lamelle, avec la cupule. Il se terminerait donc, la plupart du temps, directement dans la cupule. Chez les serpents, on le voit se perdre dans un réticulum formé par la cupule terminale (Meyer) mais les cils eux-mêmes ne s'anastomosent pas.

Ce n'est pas la seule théorie qui se soit produite au sujet de ces poils auditifs. Pour Hasse, chacun des poils auditifs serait contenu dans une cavité profonde, creusée dans sa cupule, cavité dont on verrait l'ouverture à la face inférieure de cette dernière. Les bords de cette cavité seraient appliqués contre la base du poil, de telle façon que les poils auditifs ne pénétreraient jamais directement dans l'endolymphe des ampoules. Cette interprétation doit être rejetée, car on n'a jamais pu distinguer de cavités dans lesquelles entreraient les poils auditifs. (P. Meyer, Coyne).

La pénétration des poils auditifs, dans la cupule, a donné

lieu à une hypothèse sur la constitution de cette dernière. On a prétendu qu'elle était formée par une agglomération de ces poils. D'abord, on ne peut pas voir d'anastomoses entre eux ; ensuite, lorsqu'on examine le volume de la cupule terminale et le nombre des poils auditifs on voit que cette opinion doit être abandonnée. (Voyez *fig. 5, 8* et *9*). En effet, ce nombre est trop restreint pour donner lieu à un organe aussi volumineux que la cupule. M. Paul Meyer ajoute de plus que sur certaines préparations, on voit les cils auditifs être croisés à angle aigu par des fibres striées et ondulées.

Il faut donc admettre que les poils auditifs se confondent avec la substance de la cupule terminale qui est un organe de structure spéciale.

Voilà donc quelle est la structure de la cupule terminale. Elle est la même chez tous les vertébrés : batraciens, amphibies, reptiles, oiseaux, ces animaux étant adultes. D'après Hasse, il y aurait une exception pour les cyclostomes. Chez ces animaux adultes, elle est calcifiée et forme une lame otolithique, qui se fragmente en petits éléments isolés, arrondis ou écailleux. Le docteur Hensen ajoute que chez ces animaux, la cupule terminale doit être la même que chez les vertébrés lorsqu'ils sont à l'état embryonnaire. Nous avons montré que la structure de la cupule était la même chez les mammifères jeunes que chez les autres vertébrés adultes. C'est là un point de ressemblance à noter dans le développement du labyrinthe. Cette cupule persiste-t-elle à l'état adulte, le phénomène qui se passe chez les clysostomes, suivant l'opinion d'Hasse et d'Hensen, se passerait-il aussi chez les mammifères? Il serait curieux que, chez ces derniers, qui sont tout à fait en haut de l'échelle des vertébrés, il se passât des phénomènes de transformations organiques qui ont lieu chez les

clysostomes, tout à fait en bas de la même échelle, et qui manquent chez tous les intermédiaires. Je dois dire, cependant, que sur quelques préparations, au lieu de cupule terminale, nous avons trouvé des corpuscules arrondis, et, en particulier, sur une d'elles, nous avons trouvé ces corpuscules entre la cupule terminale et la crête auditive. Il est probable que ces corpuscules doivent être simplement muqueux. Cela est arrivé, du reste, sur des préparations non traitées par l'acide osmique, et dont les éléments n'ont pas été, par conséquent, très bien fixés. Nous tâcherons, par des recherches ultérieures, d'élucider cette question.

§ VII

Du rôle physiologique de la cupule terminale

Le rôle de cet organe a été comparé à celui des otolithes, quoique sa structure soit beaucoup plus compliquée que celle de ces concrétions calcaires. Cette complication est-elle en rapport avec un rôle spécial qu'on n'a pu encore déterminer, ou bien avec la forme spéciale en tourbillons que les oscillations de l'endolympe doivent, selon Helmholtz, prendre dans les ampoules? La question n'est pas tranchée. Ce qu'il y a de certain, c'est que cette cupule terminale se trouvant supportée par les poils auditifs au-dessus de la crête auditive, et se trouvant par conséquent mobile, doit subir des oscillations suivant les vibrations transmises, absolument comme les otolithes. On sait que ces vibrations peuvent provenir de deux sources : ou bien être transmises par le conduit auditif externe, la chaîne des osselets et la fenêtre ovale; ou bien arriver

par l'intermédiaire des parois du crâne, tangentiellement aux canaux demi-circulaires (Gavarret) et se propager par la périlymphe, les membranes et l'endolymphe, aux extrémités nerveuses. Dans les deux cas, les vibrations sonores de l'air se transmettent par l'entermédiaire de substances solides à un liquide, l'endolymphe, dans laquelle se produisent des ondes. Il est incontestable que ces ondes vont faire mouvoir les cils auditifs. Les expériences du docteur Hensen sur quelques crustacés, le mysis, le prouvent.

Cependant, le rôle intime de ces otolithes et de la cupule a été discuté et l'est encore.

Jean Muller avait établi que les otolithes sont propres à renforcer les sons par leur résonnance; von Siébold avait étendu cette propriété aux masses mobiles mises en mouvement par des cils vibratiles chez les animaux inférieurs. Helmholtz a été du même avis, et on lit dans son livre *Théorie physiologique de la musique*, page 173 : « Les » otolithes paraissent éminemment propres à provoquer » une excitation dans la masse nerveuse à chaque mouve- » ment brusque du liquide du labyrinthe. La membrane » fine et légère, ainsi que la masse nerveuse qu'elle con- » tient, suit immédiatement, selon toute vraisemblance, » le mouvement du liquide, tandis que les petits cristaux, » plus pesants, sont plus lents à s'ébranler, mais aussi » conservent plus longtemps leur mouvement, de manière » à tantôt tirer, tantôt pousser la masse nerveuse voisine. » Ainsi, les conditions pour l'excitation des nerfs, sont » tout à fait analogues à celles du tétanomoteur de » Heidenhain... » Hasse, généralisant les idées admises sur le rôle des otolithes et l'appliquant aux corps tels que la cupule terminale, y voit un appareil spécial, vibrant, propre à transmettre directement les ondes sonores aux

terminaisons nerveuses, ou pour mieux spécifier, aux cils acoustiques. Tyndall admet une différence entre le rôle des otolithes et celui des soies de Schultze, soies qui correspondent aux poils auditifs ; mais nous savons que ces soies ne sont libres chez aucun animal et qu'elles se rendent dans la cupule terminale. Donc, cette distinction en principe ne peut être admise, puisqu'elle est basée sur un point de structure qui n'existe pas.

Voilà quelles sont, d'un côté, les principaux auteurs qui soutiennent la théorie des vibrations directes des otolithes et de la cupule.

D'un autre côté, se sont produites d'autres théories qui ont été appuyées par des expériences directes sur les animaux. Waldeyer, en effet, a montré que, diamétralement opposée à celle qu'on lui avait supposée jusque-là, la véritable destination des otolithes devrait être d'amortir les vibrations sonores dans le labyrinthe. Il dit : « On m'accordera facilement qu'un tel appareil, absolument comme ferait un sac de sable, loin d'être approprié à vibrer régulièrement, semble bien plutôt en état d'amortir les vibrations du corps avec lequel il entre en contact. » Cela semble, en effet, être aussi le rôle d'une substance muqueuse où se perdent les cils auditifs, et M. Paul Meyer ajoute : « Et nous pouvons en dire autant de ces membranes de recouvrement, de ces masses de la consistance de la matière cérébrale (cupule terminale...) qui forment, sur les cils acoustiques, un nuage, un voile muqueux, bien plus aptes à étouffer les ondes sonores qu'à entrer elles-mêmes, comme le voudrait Hasse, en oscillations parfaitement périodiques. »

Cependant, il est incontestable que la cupule terminale est mobile, supportée qu'elle est par les cils auditifs, et qu'il existe, entre elle et la crête, un espace, très petit il

est vrai, mais qui n'en existe pas moins. Cet espace est baigné par l'endolymphe. Que la cupule entre en vibration, il est possible que non; mais on ne peut nier que toute onde liquide, allant se réfléchir sur la paroi de l'ampoule, ne doive déterminer un mouvement dans la cupule, mouvement qui se transmettra à l'endolymphe, située entre la cupule et la crête.

Les expériences de Ranke vont peut-être jeter un peu de lumière dans la question. Ici nous citons textuellement un passage de l'ouvrage de M. Paul Meyer, sur le *Labyrinthe des reptiles et des oiseaux*, p. 173. « Chez le Pterotrachea, la vésicule auditive qui, en un point de sa paroi, présente un véritable appareil auditif dont nous avons déjà parlé, est, sur le reste de son étendue, tapissé de cils spéciaux, reliés à la paroi par une sorte d'articulation et, probablement, en rapport avec des éléments contractiles. Le centre de la vésicule est occupé par un otolithe. Or, Ranke, expérimentalement, a pu s'assurer que tant que les sons étaient faibles, l'otolithe restait en place et les cils parfaitement immobiles, lors même que les bâtonnets acoustiques entraient en vibrations. Mais, sous l'influence d'un son plus fort, ces cils se redressent et pressent l'otolithe contre les bâtonnets acoustiques dont ils amortissent ainsi les vibrations. N'est-ce pas là un véritable appareil d'accomodation que Ranke, du reste, ne craint pas de comparer à l'iris, et ce phénomène directement observé n'est-il pas la démonstration expérimentale la plus directe, du rôle véritable des otolithes? »

Eh bien, nous pensons que ces faits expérimentaux peuvent s'appliquer à la transmission des bruits dans les crêtes auditives.

En effet, que trouvons-nous à la surface de ces dernières? D'une part, des touffes de cils, supportées par des

cellules cylindriques, correspondant aux cellules en brosse de Pritchard, chacune de ces touffes étant en rapport avec une petite cavité creusée à la face inférieure de la cupule terminale. Dans ces cellules se font des terminaisons nerveuses du nerf acoustique. D'autre part, nous constatons la présence de poils auxquels on a donné le nom de poils auditifs, en rapport avec les cellules filiformes où se font encore des terminaisons nerveuses. Ces poils se confondent intimement avec la substance propre de la cupule terminale. On n'a pas pu, de plus, démontrer l'existence de la substance nerveuse dans les cellules fusiformes avec lesquelles ils sont en rapport, et on ne sait, en un mot, si ces dernières sont des cellules nerveuses et on peut admettre que tout mouvement protoplasmique, se passant dans la cellule, se reproduira dans le poil auditif.

La cupule terminale ne peut-elle être considérée comme l'analogue de l'otolithe du Ptérotrachea, et les poils auditifs comme les analogues de ces cils contractiles qui permettent d'appliquer ce même otolithe contre les poils auditifs chez ce même animal. Les poils auditifs et la cupule constitueraient ainsi un véritable appareil d'accommodation très parfait. En effet, supposons qu'une onde liquide correspondant à un bruit donné, d'une intensité variable, vienne à frapper la paroi de l'ampoule. Ces vibrations se transmettent, par la paroi, aux cellules fusiformes, car elles se transmettent plus vite par les solides que par les liquides. Aussitôt, les poils auditifs se tendent ou s'incurvent de manière à parer, pour ainsi dire, l'intensité de l'ondulation. Il se passe là un phénomène analogue à celui qui se passe dans la membrane du tympan, dont la tension est proportionnelle à l'intensité des vibrations de l'air. L'onde se transmet ensuite par la cupule à l'endolymphe sous-jacente et excite les cils vibratiles des cellules

cylindriques. La direction des poils paraît, du reste, s'adapter parfaitement à ce rôle. On sait qu'ils sont presque parallèles à la surface de la crête sur les parties latérales de cette dernière, qu'ils pénètrent plus ou moins obliquement dans la cupule (Voir *fig. 5*), et qu'ils ont une forme et un trajet plus ou moins tortueux. Et, du reste, à quoi serviraient les cellules de Pritchard, qui sont les analogues des autres cellules à cils vibratiles, que l'on rencontre dans le reste du vestibule.

Donc, les poils auditifs seraient, dans notre hypothèse, des organes de soutien, contractiles, permettant à la cupule terminale de s'abaisser plus ou moins sur la crête auditive et d'appuyer plus ou moins au moyen des cavités qui sont creusées dans sa face intérieure, sur les touffes de cils vibratiles des cellules cylindriques. Ces dernières serviraient, alors, à percevoir les vibrations.

§ VIII

Analogies entre la cupule terminale et la membrane de Corti

Avant de terminer, qu'il me soit permis de constater les analogies qui existent entre la cupule terminale et la membrane de Corti. Ces analogies existent non-seulement au point de vue anatomique, mais encore au point de vue physiologique, et nous pourrons voir même que les organes terminaux du nerf acoustique sont construits sur un plan général identique dans les ampoules et dans le limaçon.

En effet, qu'est-ce que la membrane de Corti? C'est un organe à face supérieure et à face inférieure concavo-convexes qui s'applique sur l'organe terminal dans le limaçon.

(Voir *fig.* 10 et *fig.* 10 de l'article *Oreille*, in *Dic Encyc.*). Cette membrane s'insère par sa partie interne sur la face supérieure de la protubérance de Huschke en dedans de la zone formant la bandelette sillonnée et les dents de la première rangée. Cependant, d'après M. Coyne, elle paraît se continuer directement avec le bord saillant de la bandelette sillonnée, et avec la partie tranchante des dents qui constituent la lèvre supérieure du sillon spiral interne. Elle se dirige de là, en dehors et vient s'appliquer sur l'organe de Corti au niveau et au-dessus de la voûte formée par l'articulation des deux piliers. L'adhérence se fait même un peu en dedans au niveau de la rangée cellulaire, connue sous le nom de *cellule du sommet*. Cette adhérence se continue un peu plus en dehors et recouvre les trois ou quatre rangées cellulaires formées par les cellules externes de Corti. Son extrémité externe s'arrête là et ne va pas, comme l'avaient prétendu Corti, Claudius et Henle se perdre dans l'épithélium du ligament spiral. La membrane de Corti s'arrête donc en dehors sur tout l'ensemble constitué par les arcades et les cellules de Corti, et s'y attache assez solidement pour qu'on puisse avoir des coupes conservant tous les éléments anatomiques en place.

Cette membrane est donc par sa face inférieure en rapport en allant de dedans en dehors avec : 1° les cellules internes de Claudius et les cellules du sommet qui sont placées en dedans du pilier interne de l'arcade de Corti; 2° avec cette arcade elle-même ; 3° avec la partie de l'organe de Corti formé parles cellules de Corti et celles de Desters. Cette membrane existe chez tous les vertébrés et recouvre la terminaison auditive.

Si nous considérons sa face inférieure dans la partie qui est en rapport avec la papille acoustique, nous la voyons creusée chez tous les vertébrés de cavités plus ou moins

profondes en rapport avec les cils vibratiles dont l'existence est incontestable sur les cellules cylindriques de Corti. Chez les reptiles (ophidiens), le rapport de la membrane a été constaté par M. P. Meyer, et ce dernier dit après avoir parlé des cellules auditives : « Au dessus des cils vibratiles de ces cellules se voit une sorte de membrane épaisse, jaunâtre, amorphe, percée de trous où les poils s'engagent : c'est la membrane de Corti. »

Chez les oiseaux, la même disposition a été constatée par Deiters. Les orifices de la face inférieure sont très-abondants et très profonds.

Ils ont été de même constatés chez les mammifères.

Si nous voulons nous rendre compte de la structure intime de cette membrane, nous verrons qu'on peut la rapprocher de celle de la cupule terminale. Elle paraît, en effet, dans toute son étendue, de nature fibrillaire. Elle est parcourue par des fibres très nettes, régulières, qui, partant de la base d'implantation sur l'organe de Corti, se rapprochent au fur et à mesure que la membrane s'amincit, mais n'en restent pas moins distinctes jusqu'au niveau de l'insertion sur le bord libre des dents apparentes où ces stries transversales disparaissent alors. Mais à ce niveau, on voit alors très manifestement la substance interfibrillaire d'apparence homogène, se continuer directement avec la substance également homogène et non fibrillaire des dents apparentes.

On peut rapprocher cet aspect de celui qu'offre la cupule terminale. Du reste, lorsque sur des rochers traités par l'acide osmique, on examine une surface assez grande de cette membrane de Corti, on aperçoit une striation formée par des bandes alternativement claires et obscures. Cette striation peut se voir manifestement sur notre figure 10, non-seulement sur le profil de la coupe de la membrane de

Corti, mais encore sur la face inférieure dont on aperçoit un coin.

Cette membrane peut être donc considérée comme une formation cuticulaire (Waldeyer, Coyne). Ce dernier la considère comme constituée probablement par la coalescence des cils vibratiles agglutinés, réunis par une substance sécrétée par les cellules, cils très allongés, très développés et fixés par leur extrémité périphérique à la bandelette sillonnée.

De plus, sa consistance a pu être comparée à celle de la *cupula terminalis*.

Voilà quelles sont les analogies de structure. Il ne faut pas non plus oublier que ces fibrilles de la membrane de Corti paraissent avoir subi une légère torsion.

Pour nous faire une idée de la similitude du rôle physiologique, considérons quels sont les éléments de la papille acoustique.

Nous trouvons, en effet, comme éléments principaux de cet organe : 1° les arcades de Corti ; 2° une lame réticulée qui, partant du sommet des arcades, recouvre les éléments qui, par leur ensemble, forment l'organe de Corti ; 3° des éléments cellulaires de différentes formes (cellules basilaires, cellules du sommet, cellules de Corti, cellules de Deiters, cellules de Claudius).

Comme nous n'avons pas à décrire complètement l'organe de Corti, nous nous occuperons seulement des cellules de Corti et des cellules de Deiters.

Les premières s'étendent de la membrane basilaire à la lame réticulée, espèce de membrane recouvrant l'organe de Corti. Leur corps est cylindrique ; leur extrémité inférieure se continue par un prolongement filiforme et se dirige obliquement en dedans vers la lame basilaire ; leur extrémité supérieure libre occupe des ronds formés sur la

membrane réticulée appelés ronds de Lœwenberg ; elle présente des cils disposés en forme de fer à cheval. Il y a plusieurs rangées de ces cellules ; le nombre en est variable suivant les animaux : trois chez l'homme, quatre chez le chien et chez le chat.

Les secondes, cellules de Deiters, sont fusiformes et se terminent à leurs deux extrémités par un prolongement filiforme. Le corps est petit, et les prolongements sont très allongés. Le supérieur, moins long que l'inférieur, se soude à la formation formée sur la lame réticulée et nommée *phalange* qui adhère à la membrane de Corti.

Nous trouvons donc des cellules cylindriques à cils vibratiles, cellules de Corti, en rapport avec des cavités creusées dans la membrane de Corti, cavités remplies d'endolymphe, d'une part, et d'autre part, des cellules fusiformes en rapport par leur prolongement supérieur avec la membrane de Corti.

Les premières ne sont-elles pas les analogues des cellules de Pritchard ; les secondes les analogues des cellules fusiformes des crêtes auditives.

Si l'on admet cette analogie, la membrane de Corti doit avoir un rôle analogue à celui de la cupule terminale ; un rôle d'accommodation, déterminé par les mouvements protoplasmiques des cellules de Deiters.

La structure de ces dernières cellules n'est certainement pas encore bien déterminée, pas si nettement du moins que celle des cellules fusiformes de la crête auditive sur lesquelles on nous permettra de revenir. L'idée de la contractilité de ces cellules pourrait ne pas paraître hasardée ; en effet, le poil auditif, d'après les recherches de M. P. Meyer, ne serait pas une simple tige, mais aurait une structure plus compliquée. Il serait formé d'une tige centrale, cil excessivement délié, diversement dirigé, et

présentant des torsions en différents sens, sur ce cil viendraient aboutir des cils beaucoup plus petits formant la base du poil auditif ; ces cils paraissent formés de petites stries transversales très délicates et par conséquent d'articles superposés. Cet auteur fait remarquer que cette disposition ne doit pas et ne peut pas être considérée comme un effet des artifices de la préparation, puisqu'elle ne se rencontre précisément que sur les pièces qu'on a traitées avec le plus de ménagement.

Ainsi donc, au point de vue général, nous pouvons considérer les terminaisons nerveuses du nerf acoustique, comme bâties sur le même plan. Que ce soit dans les tâches acoustiques, dans les crêtes, dans le limaçon, nous trouvons des cellules cylindriques à cils vibratiles, cellules chargées d'être impressionnées par les ondes liquides, et de plus un véritable appareil d'accommodation formé, soit par les otolithes, soit par la cupule terminale, soit par la membrane de Corti, appareil réglé par des cellules fusiformes terminées par des tiges disposées de manière à former ressort.

Nous terminerons ici notre étude et nous énumérerons brièvement les points sur lesquels notre attention a été fixée.

Nous avons examiné les différents procédés de préparation qu'on peut employer dans l'étude de la crête auditive, et nous en avons donné un pour cette étude complète chez les gros mammifères.

Nous avons examiné la structure de cette crête chez les vertébrés en insistant surtout sur les éléments cellullaires qu'on trouve à sa surface : 1° éléments cylindriques à cils vibratiles (cellules en brosse de Pritchard), analogues aux cellules de Corti dans le limaçon ; 2° éléments fusiformes analogues aux cellules de Deiters.

Nous avons étudié aussi complètement que possible la cupule terminale et nous avons essayé d'interpréter son rôle physiologique en nous basant sur l'expérience de Ranke.

Si les analogies de structure entre les membranes de Corti et la cupule, si les analogies de rôle physiologique entre ces deux mêmes organes et les otolithes sont vraies (ce que nous espérons avoir démontré), les trois terminaisons du nerf acoustique sont bâties sur un même plan : « cellules perceptrices des vibrations, cellules soutenant un organe régulateur de ces vibrations ; ce qui variera dans ces terminaisons nerveuses, ce sera l'appareil de transmission. »

Vu bon à imprimer :
Professeur d'Anatomie Pathologique,
Dr P. COYNE.

Vu le Doyen de la Faculté,
Dr DENUCÉ.

Vu et permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Bordeaux,
H. OUVRÉ.

EXPLICATION DES FIGURES

Fig. 1. — *a*. Crête auditive dans une ampoule de fœtus de veau de huit mois. Grossissement 4.

Fig. 2. — *a*. Crête auditive dans une ampoule de fœtus d'agneau à terme, vue presque en projection verticale. — *b*, section de la crête auditive dans l'ampoule voisine.

Fig. 3. — Cette figure représente une section faite dans une ampoule d'un jeune chat de six jours environ. Nous l'avons dessinée d'après une de nos préparations :

1, Cavité de l'ampoule; 2, Cupule terminale; 3, Planum semi-lunare; 4, Poils auditifs; 5, Couche épithéliale ou se remarquent les éléments cylindriques et les éléments fusiformes; 6, Couche des cellules nucléaires; 7, Basement-membrane; 8, *Membrana propria*; 9, Vaisseau; 10, Nerf ampullaire; 11, Tissu conjonctif; 12, Tissu osseux en formation.

Fig. 4. — Partie de l'épithélium nerveux, dessinée d'après nature, d'après une coupe de crête auditive préparée par M. Coyne.

a. — Cellules cylindriques et fusiformes avec leur prolongement. On voit des filets nerveux se rendant aux cellules. (Obj. 7, Ocul. 1 Verick).

b. Une cellule cylindrique en brosse de Pritchard avec son prolongement placée devant une cellule fusiforme, munie de ses deux prolongements. *Idem*.

c. Une cellule fusiforme avec son prolongement supérieur formant le poil auditif d'une longueur excessive. Cette cellule a été prise sur les parties de la crête auditive les plus rapprochées du plancher de l'ampoule. Elle est placée entre deux cellules cylindriques. *Idem*.

Fig. 5. — Crête auditive avec sa cupule terminale. (*Tripodinotus natrix*); *a*, Cupula terminalis; *b*, Cellules auditives; *c*, Cavité ampullaire; *d*, Cellules nucléaires.

Fig. 6. — Crête auditive, *Siredon pisciformis* d'après Kuhn.

1, Cupule terminale; 2, Poils auditifs; 3, Membrana tectoria; 4, Cellules cylindriques; 5, Cellules nucléaires; 6, Nerf ampullaire.

Fig. 7. — Crête auditive de la *Perca fluviatilis*, d'après Kuhn.

1, Cupule terminale; 2, Crête acoustique; 3, Nerf ampullaire.

Fig. 8, — Crête auditive de jeune chat.

a, Cupule terminale; *b*, Poils auditifs; *c*, Epithélium; *d*, Nerf ampullaire.

Fig. 9. — Une partie de la même préparation vue à un grossissement plus fort.

a, Cupule terminale; *b*, poils auditifs; *c*, *membrana tectoria*; *d*, Cellules de la crête.

Fig. 10. — Coupe représentant la membrane de Corti chez un jeune chien.

QUESTIONS DE THÈSE

Anatomie : Du nerf spinal.

Physiologie : De la sécrétion rénale ; composition de l'urine.

Chimie : Matières protéiques, gélatinipares ou chondripares, épidermoïdales.

Histoire naturelle : Généalogie et histoire générale du règne animal.

Pathologie externe : Les anévrysmes artéro-veineux.

Pathologie interne : De l'étranglement interne.

Pathologie générale : Effets immédiats de l'anémie locale.

Histologie et anatomie générale : Testicule. — Sperme.

Anatomie pathologique : Des tumeurs cartilagineuses (Chondromes).

Médecine opératoire : Du traitement des polypes de l'utérus.

Pharmacologie : Des huiles médicinales.

Matière médicinale : De l'opium et de ses alcaloïdes.

Thérapeutique : Des eaux minérales naturelles, thermiques et non thermiques.

Hygiène : Des causes de la pellagre.

Médecine légale : Procédés généraux de l'expertise de l'examen des substances alimentaires, au point de vue de leur sophistication.

Accouchements : De l'hémorragie dans les trois derniers mois de la grossesse.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Karl Steifensand. — Untersuchungen über die Ampullen des Gehörorgans. Muller's Archiv. für Anatomie und Physiologie, 1835.

M. Schultze. — Ueber die Endigungsweise des Hörnerwen im Labyrinth. J. Muller's Archiv. für Anatomie und Physiologie, 1858.

Rudinger. — Dans le Manuel de Stricker. Traduction américaine, 1875.

Lang (Gustave). — Das Gehörorgan der Cyprinoïden mit besonderer Berücksichtigung des nervenendapparates in Sielbod's und Kölliker's zeitschrift für Zoologie, 1863.

Hensen. — Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Siebold und Kölliker zeitscrift für Zoologie, 1863.

Odenius. — Ueber das Epithel der maculæ acusticæ beim Meschen. Archiv für mikroscopische Anatomie, 1867.

Hasse. — Das Gehörorgan der Fische. Anatomische Studien, 1872.

— Morphologie und Histologie des häutigen gehörorgans der Wirbeltiere. Leipsick, 1873.

— Die Cupula terminalis der Cyprinoïden, in Anatomische Studien. Heft 1.

— Das Gehörorgan der Schildkroten, ibid. Heft 2.

V. Ebner. — Das nervenepithel der Cristæ Acusticæ in Schiftern des med. nag. wissenschaftl. Verehs zu Insbruk. 3 Iahrg, 1872.

Retzius. — Das Gehörorgan der Knockenfische in Anatomischen Untersuchungen. Stockholm, 1872.

Ranke.— Das Gehörorgan und der gehorvorgang bei Pterotrachea. Zeitschift für wisichen. Zoologie, *ibidem* 1875. supplément, Bd. XXV, Heft, 1.

Waldeyer. — Stricker's Handbuck.

Cf. Pritchard. — On the structure and function of the rost of the Cochlea. *Monthly microscop Journal* 1873.

Kuhn. — Ueber das häutige Labyrinth der Reptilien Archir für mik. Anatomie XX, Bd. 3 Heft. Bonn, 1881.

— Untersuchungen über das häutige Labyrinth der amphibien, *ibid.* Bd. XVII 1880.

— Untersuchungen über das hautige Labyrinth der Knockenfische.

Meyer (Paul). — Etudes histologiques sur le labyrinthe membraneux et plus spécialement sur le limaçon, chez les reptiles et les oiseaux. Strasbourg, 1876.

P. Coyne. — Dictionnaire encyclopédique des Sciences médicales. Art. Oreille. Paris 1882.

F. Viault. — Cours sur le système nerveux professé à la faculté de médecine de Bordeaux, 1882.

Helmholtz. — Théorie physiologique de la musique.

Tyndall. — Le son.

Gavarret. — Phénomènes Physiques de la phonation et de l'audition. Paris.

Bordeaux. — Imp. A. BELLIER et C^ie^, 16, rue Cabirol.

Fig 8

Fig 3.

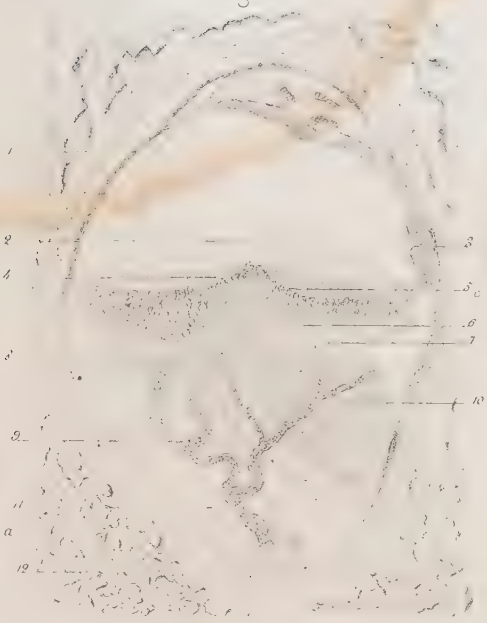

Fig 5

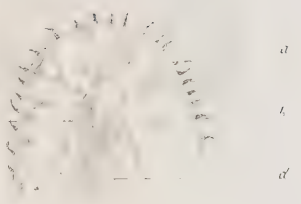

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 7.

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 6

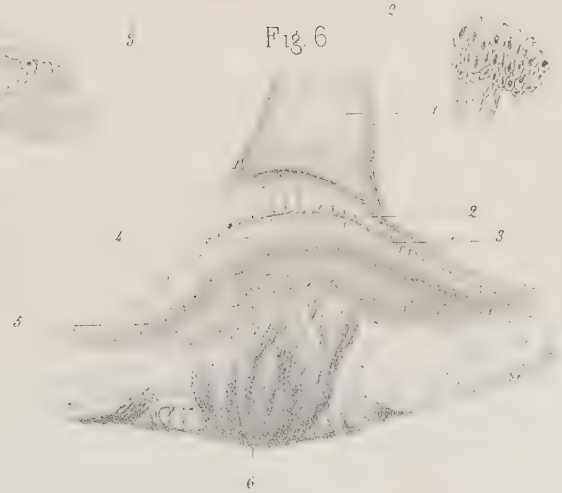

Fig 4.

G. Ferré del

A. SELLIER, S. C. H. — IMPR. BORDEAUX